

コモチシダの繁殖様式に及ぼす葉のサイズ及び根茎重量の影響

| | |
|-------|---|
| 著者 | 廣瀬 光子, 沖津 進, 百原 新 |
| 著者別表示 | Hirose Mitsuko, Okitsu Susumu, Momohara Arata |
| 雑誌名 | 植物地理・分類研究 |
| 巻 | 46 |
| 号 | 1 |
| ページ | 57-63 |
| 発行年 | 1998-06-30 |
| URL | http://doi.org/10.24517/00055419 |

廣瀬光子・沖津 進・百原 新：コモチシダの繁殖様式に及ぼす 葉のサイズ及び根茎重量の影響

〒271-8510 千葉県松戸市松戸 648 千葉大学園芸学部

Mitsuko Hirose, Susumu Okitsu and Arata Momohara: The Influence of Leaf Size
and Dry Weight of Rhizome to Breeding System of *Woodwardia orientalis* Sw.

Faculty of Horticulture, Chiba University, 648 Matsudo Matsudo 271-8510, Japan

Abstract

The effect of blade size and the number of pinnae per blade on the gemmae production per single blade is studied for *Woodwardia orientalis* Sw. in light and dark sites. The effect of total blade size and dry weight of rhizome per stock on the gemmae production is also studied. At the blade level, the blade with larger size and/or higher number of pinnae produces more frequently the spores and gemmae. At the stock level, the control factors to spores and gemmae production are different between light and dark sites. In light site, total blade size affected more strongly gemmae production. In the dark site, dry weight of rhizome per stock affected more effectively gemmae production. Such difference suggests that light condition influences the reproductive allocation. The role of gemma of *Woodwardia orientalis* Sw. in the regeneration is discussed.

Key words: breeding system, leaf size, reproduction, rhizome weight, *Woodwardia orientalis*.

はじめに

コモチシダ (*Woodwardia orientalis* Sw.) は宮城県以南、富山県以西の本州の暖帯・四国・九州に分布し (大井・中池 1978), 山麓の斜面や崖地に生育する常緑性のシダである。コモチシダは特異な繁殖様式を持つ。一般的にシダは実葉につける胞子によって有性繁殖するが、コモチシダは胞子による繁殖とともに、葉の表面に生産する無性芽による繁殖も行ふ。シダには他にも、胞子体や配偶体に無性芽を形成することによって無性繁殖するもの (ハイコモチシダ、フジシダ、オリヅルシダなど) が知られているが、無性芽による栄養繁殖を行うシダは非常にまれである (益山 1984)。

植物における有性繁殖と無性繁殖は、生産コストや定着率、分散能力などの点で異なったそれぞれ特性を持っている。そのため、生育環境の違い、また個体の大きさや成熟度に対応して、植物個体がどちらの繁殖様式を選択するか、多年生草本植物において多くの研究がなされてきた。日照条件の与える影響についてみると、林床多年生草本のヤブレガサでは、暗い環境では有性繁殖に傾く傾向にある (西谷 1990)。一回繁殖型多年生草本であるオオウバユリでは (塚田 1990)、日照条件により臨界開花サイ

ズが変化し、日照条件が良好な場合には臨界開花サイズが小さくなった。無性繁殖への資源配分は、個体サイズが大きく日照条件が良いほど多くなった。個体サイズの影響としては、地下茎で栄養繁殖を行うフタバアオイでは、個体が大きく、地下部貯蔵器官である地下茎の重量が重いほど側枝の形成や花芽の分化が促進された (高須 1982)。根茎に形成される鱗茎により無性繁殖する種では、地下部貯蔵器官である根茎の重量が、鱗茎の形成に影響を与えるという報告もある (Kawano and Nagai 1975; Kawano 1975)。このように多年生草本植物では、良好な日照条件下、大きな個体サイズ、重い地下部貯蔵器官、高い成熟度で、無性繁殖が優勢になる傾向にある。

一方シダではこのような研究はごく少ない。多年生草本植物における研究から、シダでも繁殖様式を決定する要因としては、光条件及び個体の生産量と成熟度が考えられる。コモチシダでも明るい環境下で葉のサイズが大きいくほど無性芽をより多く形成すると予想される。しかし、コモチシダの無性芽の形成条件については、陽地の個体で多く見られる (志村 1972) こと以外はわかっていない。

本論文では、コモチシダの繁殖様式が生産量や成

熟度などの要因によりどのように変化するかを調べることが目的とした。そのために明るい環境下と暗い環境下で、個葉ごとの葉面積と羽片数および、個体ごとの総葉面積と地下部貯蔵器官である根茎の乾燥重量について比較した。シダでは個体の生産量には葉面積が主に影響する。またジュウモンジシダにおいて、発達段階の高い個体ほど脈理数が多くなることがわかっている(佐藤 1987; Sato 1983, 1986)。このことから、一般的にシダの成熟度については、葉の羽片数が多いほど成熟度が高いと考えられる。また根茎の乾燥重量は、コモチシダの株全体の持つ生産量を表す指標となる。さらに光環境の相違によって、繁殖様式に影響を与える要因に違いがあるのかについて検討した。これらの結果から、コモチシダにおける無性繁殖の意義について考察した。

調査地と方法

(1) 調査地

調査は千葉県一宮町の親谷ノ池付近の道路脇の崖地で行った。調査地は南東向きで、高さは約30 m、道路に沿って100 mほど続いている。調査地付近の地層は砂泥互層からなり、大雨や台風の後頻りに崖崩れが起きていた。

光条件の影響を検討するため、明るい場所と暗い場所の2カ所に調査地を設定した(Table 1)。明るい調査地(light site)は樹木に被陰されず光が良く当たっており、コモチシダが純群落状に覆っている。暗い調査地(dark site)は、斜面上部に位置しているコナラにより被陰されている。コモチシダのほかにムラサキシキブ、ウツギ、メダケなどの低木が、斜面下部にはメヤブマオ、ヒメジョオンなどの草本が生育している。

相対照度を1997年7月19日に調査した。明るい調査地では32%、暗い調査地では5.3%で、これは鬱閉した林床とほぼ同様な値である。株密度は、明るい調査地では1平方メートルあたり22.1株と

高く、暗い調査地は1.6株と低密度だった。1株当たりの葉数平均値は、明るい方が3.6枚と多く、暗い方は1.6枚と少なかった。

(2) 個葉調査

両調査地でほぼ同数の個葉を調査できるように、それぞれに大きさの異なる調査区を設定した。株数の多い明るい調査地では $1.5 \times 2 \text{ m}^2$ 、株数の少ない暗い調査地では $3 \times 30 \text{ m}^2$ の調査区を設けた。調査区内に出現する全ての株を対象に、それらの全ての個葉を調査した。調査は1996年に行った。調査葉数は明るい調査区では237枚、暗い調査区では230枚であった(Table 1)。

調査した葉を、葉の形態および繁殖様式によって以下のように判別した。全裂している羽片がない葉は、どちらの繁殖子も生産しなかったため未成熟葉とし、葉の調査の対象から外した。全裂した羽片を持つ葉を成熟葉とした。成熟葉を、1) 有性繁殖子(孢子)も無性繁殖子(無性芽)も生産しない非繁殖葉、2) 有性繁殖子だけ生産する有性繁殖葉、3) 有性と無性の両方の繁殖子を生産する無性繁殖葉、の3タイプにわけた。なお、無性芽だけ生産する葉は存在しなかった。

3タイプの成熟葉で、羽片数(number of pinnae)、葉身長(blade length)、葉幅長(blade width)を計測した(Fig. 1)。葉身長 \times 葉幅長を葉のサイズ(x)とすると、この値と実際の葉面積(y)との間には $y=0.86x+26.3$ の関係があり、高い相関が得られた($n=30, R^2=0.95$)。このため本論文では葉面積を指標するものとして、葉身長 \times 葉幅長の値(以下葉のサイズと呼ぶ)を用いる。

(3) 株調査

株全体の生産量が株の繁殖様式に与える影響について調査するために、株ごとの調査を1997年に行った。両調査地で調査する株数をほぼ揃えるため、

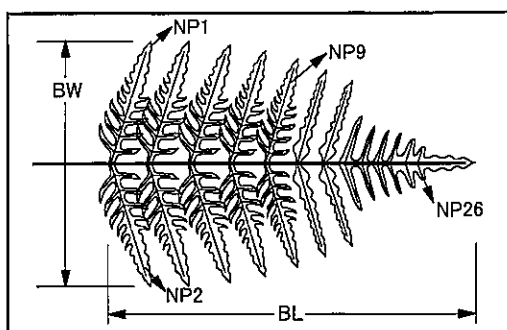


Fig. 1. A blade of *Woodwardia orientalis* Sw. and items measured. BL: blade length, BW: blade width, NP: number of pinnae. This blade has 26 pinnae.

Table 1. Out line of the two study sites

| Items | Light site | Dark site |
|--|------------|--------------------------------|
| Location | Open criff | Underside of Konara oak canopy |
| Relative light intensity (%) | 32.0 | 5.3 |
| Average stock density (/m ²) | 22.1 | 1.6 |
| Average number of blades per stock | 3.6 | 1.6 |
| Number of blades examined | 237 | 230 |
| Number of stocks examined | 26 | 36 |

明るい調査地は $1 \times 1 \text{ m}^2$, 暗い調査地では $3 \times 8 \text{ m}^2$ の調査区を、個葉調査とは別に設けた。個葉調査と調査区および調査年が異なるのは、1996 年の個葉調査で葉を採集したため、その影響がない株を調査したためである。明るい調査区では 26 株、暗い調査区では 37 株を調査した。

個葉調査と同様に、採集株全部の葉について葉身長と葉幅長を計測し、各株の全体の葉のサイズを計算した。株の繁殖型は株の持つ葉によって 3 タイプに判別した。1) 株の持つ葉が全て非繁殖葉または未成熟葉のものを未成熟株、2) 有性繁殖葉のみまたは有性繁殖葉と未成熟葉、非繁殖葉からなるものを有性繁殖株、3) 無性繁殖葉を 1 枚でも持つ株を無性繁殖株、とした。

株地下部の根茎の乾燥重量を測定した。細根や鱗片、葉の葉柄の基部などを取り除き、 80°C に設定した熱風乾燥機で 48 時間乾燥させた後、重量を測定した。

結 果

(1) 個葉のサイズと繁殖様式との関係

成熟葉 3 タイプごとの、葉のサイズの頻度分布を Fig. 2 に示す。葉のサイズは、自然対数値で正規分布に従った (χ^2 適合度検定, $p < 0.05$)。無性芽をつける無性繁殖葉は明るい調査区にのみ出現した。明るい調査区と暗い調査区の、葉のサイズの自然対数値の平均は、それぞれ 4.56 と 6.49 であった。調査区間で比較すると、明るい調査区より暗い調査区の方が全体的に葉のサイズが大きかった ($t = 22.5$, $p < 0.01$)。同じ調査区内では、どちらも有性繁殖葉の葉のサイズの方が、非繁殖葉の葉のサイズよりも大きかった (明るい調査区, $t = 9.27$, $p < 0.01$; 暗い調査区, $t = 10.7$, $p < 0.01$)。胞子や無性芽の生産には葉のサイズが関与している。しかし、明るい調査地の有性繁殖葉と無性繁殖葉では、葉のサイズに有意差は見られなかった ($t = 0.23$, $p = 0.81$)。個葉の無性芽生産は葉のサイズ以外にも左右される。

(2) 個葉の羽片数と繁殖様式との関係

成熟葉 3 タイプごとの、羽片数の頻度分布を Fig. 3 に示す。羽片数の頻度分布は葉のサイズ同様、自然対数で正規分布に従った (χ^2 適合度検定, $p < 0.05$)。同じ調査区内では、どちらも有性繁殖葉の方が非繁殖葉より羽片数が多かった (明るい調査区, $t = 6.43$, $p < 0.01$; 暗い調査区, $t = 6.77$, $p < 0.01$)。明るい調査区にのみ見られる無性繁殖葉は、有性繁殖葉のなかでも羽片数の多い部分に集中している。有性繁殖葉のうちでも成熟度の高い葉のみが、無性芽を生産することがわかる。以上のことから、コマシダは羽片数が多くなるにつれて、非繁殖葉から有

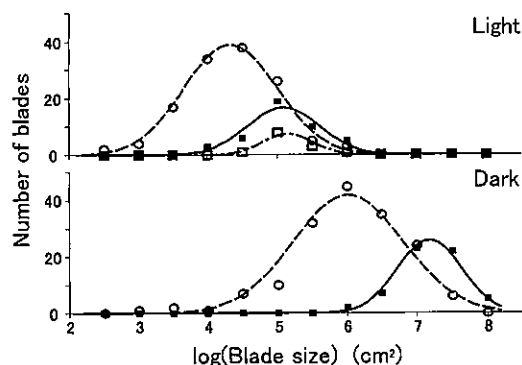


Fig. 2. Frequency distribution of blade size in three types of mature blades in light site and dark site. ○: sterile blades, ■: fertile blades, □: blades with gemmae. Blade size indicates the value of blade length \times blade width.

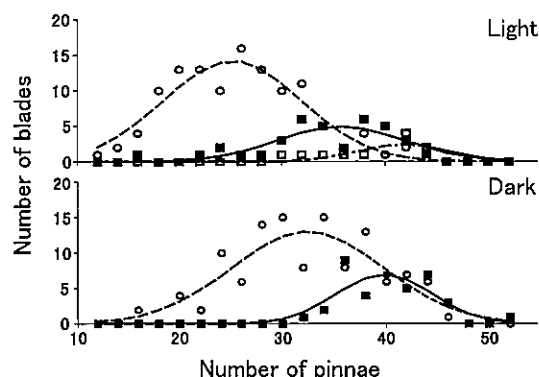


Fig. 3. Frequency distribution of the number of pinnae in three types of mature blades in light site and dark site. ○: sterile blades, ■: fertile blades, □: blades with gemmae.

性繁殖葉、さらに無性繁殖葉へと繁殖様式を変化させていることがわかった。

(3) 株全体の葉のサイズと繁殖様式との関係

株全体の葉のサイズと繁殖様式との関係を Fig. 4 に示す。1996 年の個葉調査の時とは異なり、1997 年の株調査では暗い調査区にも無性芽をつける無性繁殖葉があった。明るい調査区には未成熟株は存在しなかった。

明るい調査区と暗い調査区の、株全体の葉のサイズの自然対数値の平均は、それぞれ 6.41 と 7.55 であった。調査区間で比較すると、明るい調査区よりも暗い調査区の方が、全体的に株全体の葉のサイズが大きかった ($t = 6.3$, $p < 0.01$)。

明るい調査区では全て繁殖を行う株だったため、株全体の葉のサイズが小さい株から有性繁殖が可能

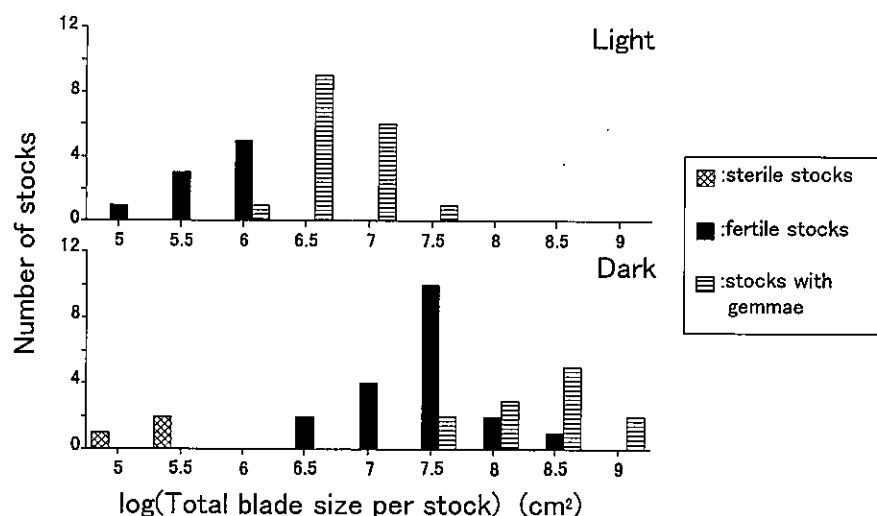


Fig. 4. Frequency distribution of total blade size stock in three types of stocks in light site and dark site. Total blade size per stock indicates the cumulative value of blade size of all blades of a stock.

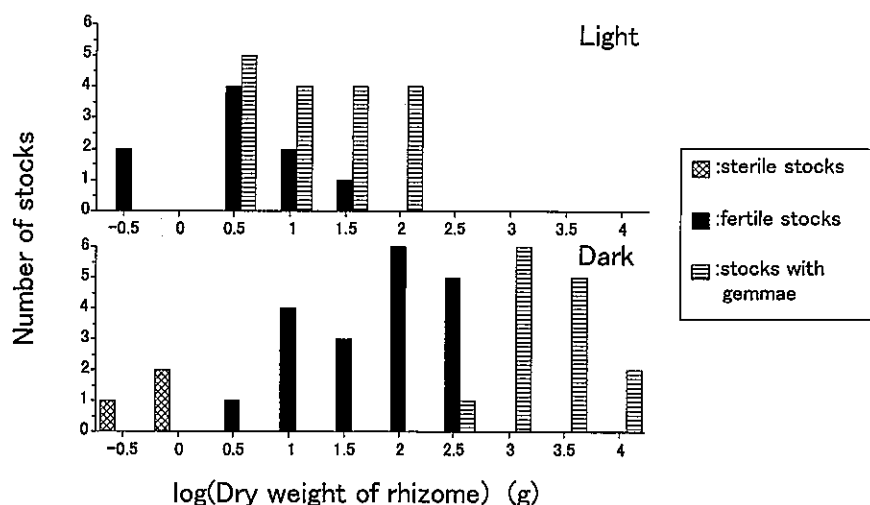


Fig. 5. Frequency distribution of rhizome dry weight in three types of stocks in light site and dark site.

であることがわかる。株全体の葉のサイズが 468 cm^2 (自然対数値 6.15) 以上の株は全てが無性繁殖株だった。明るい調査区では、有性繁殖と無性繁殖は株全体の葉のサイズによって明確に分かれている。

一方暗い調査区では未成熟株が存在し、未成熟株は株全体の葉のサイズが 296 cm^2 (自然対数値 5.68) 以下である。有性繁殖株は株全体の葉のサイズが 574 cm^2 (自然対数値 6.35) から 4239 cm^2 (自

然対数値 8.35) であるため、未成熟株と有性繁殖株との間に、明確な葉のサイズの差が見られる。さらに無性繁殖株は 1915 cm^2 (自然対数値 7.56) 以上である。株全体の葉のサイズが 1915 cm^2 (自然対数値 7.56) から 4239 cm^2 (自然対数値 8.35) では有性繁殖株と無性繁殖株いずれも存在する。

(4) 株の根茎重量と繁殖様式との関係

株根茎の乾燥重量と繁殖様式との関係を Fig. 5 に示す。明るい調査区では、無性繁殖株の方が株根

茎の乾燥重量がやや重い傾向があるが、明確には分けられない。明るい調査区では、株根茎の乾燥重量により繁殖様式はそれほど左右されない。一方暗い調査地では、株根茎の乾燥重量が0.8~1.4 g (自然対数値-0.2~0.34) で非繁殖葉から有性繁殖葉へ、13.8 g (自然対数値2.62) で有性繁殖から無性繁殖へと、株の繁殖様式が明瞭に変化する。暗い調査地では、未成熟から有性生殖、そして有性繁殖から無性繁殖への繁殖様式の移行が、株根茎の乾燥重量により決定される。

考 察

(1) 個葉レベルでの要因

コモチシダの場合、光環境について見てみると、

1996年の個葉調査では明るい調査区のみで無性芽を形成したが、1997年の株調査では明暗両方の調査区で無性芽形成が見られた。従って、光環境は無性芽形成を左右する可能性があるものの、絶対的要因とは言えない。

個葉レベルでは、明暗どちらの調査区においても、葉面積と葉の成熟度の両方が繁殖様式に影響していることが示唆された。しかし成熟度を示す羽片数は、葉のサイズが大きくなるほど値が高くなるので、両者の間では相互に相関があることが予想される。そこで、どちらの要因がより大きく効いているかを検討するために、この2つの指標について繁殖様式との関係を Fig. 6 に示した。個葉レベルでの孢子形成の条件は、明るい調査区では羽片数が14で葉

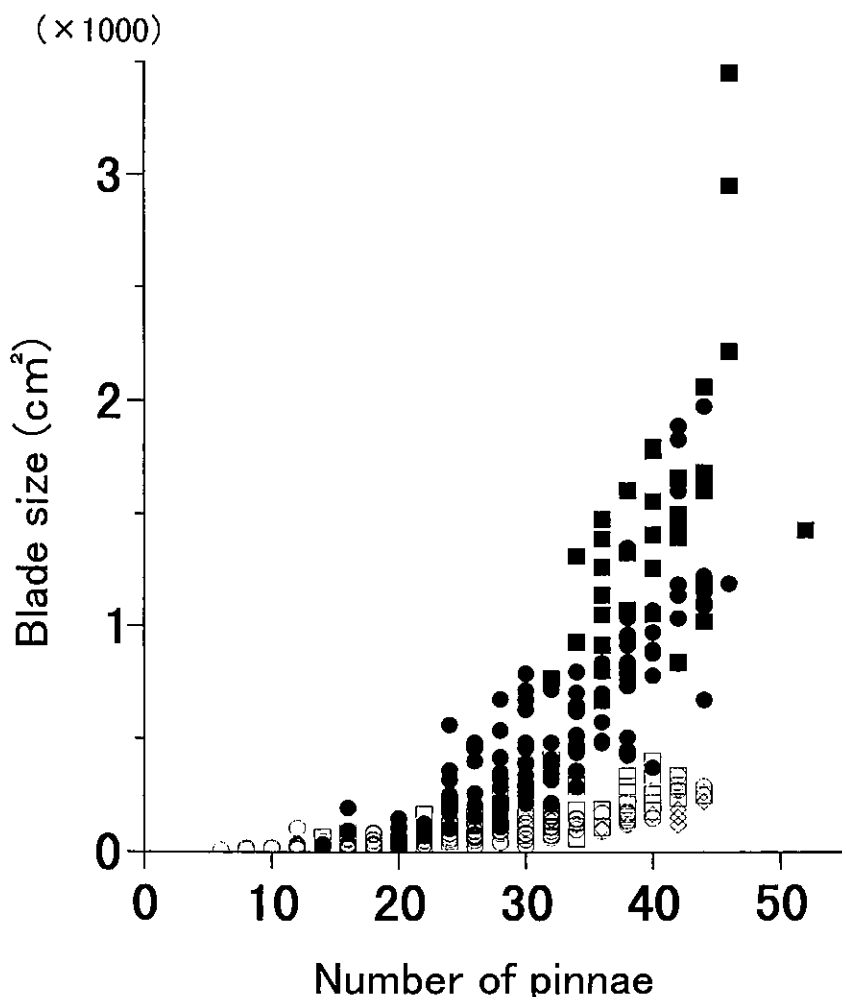


Fig. 6. Relationship of three life-stage classes to blade size and number of pinnae. Blade size indicates the value of blade length \times blade width. \circ : sterile blades in light site, \square : fertile blades in light site, \diamond : blades with gemmae in light site, \bullet : sterile blades in dark site, \blacksquare : fertile blades in dark site.

のサイズが50 cm², 暗い調査区では羽片数が35で葉のサイズが700 cm²である。

全体の傾向は, 明るい調査区でも暗い調査区でも, 羽片数が多くなるにつれて葉のサイズも大きくなっている。しかし, 明るい調査区では暗い調査区に比べて, 羽片数の増加に対する葉のサイズの増加が少ない。これらから繁殖様式の変化に与える羽片数と葉のサイズの影響は, 明るい調査区と暗い調査区で異なることがわかる。

明るい調査区では羽片数が増加しても葉のサイズはそれほど増加しない。このため明るい調査地では, 胞子の形成に対して羽片数の方が葉のサイズよりもより強い関係性がある。

暗い調査区では羽片数の増加に伴い葉のサイズも増加する。しかし, 特に羽片数の多い葉では葉のサイズのばらつきが大きい。暗い調査区でも, 葉のサイズより羽片数の方が, 胞子の形成に大きく影響していると考えられる。

以上のことから個葉レベルでは, コモチシダの胞子および無性芽の形成には, 生産力よりも成熟度の方が大きく影響する。ただし, 環境によって成熟度の与える影響の大きさが異なる。

(2) 株レベルでの要因

株全体の葉のサイズと株根茎の重量が無性芽形成に与える影響は, 光環境によって大きく異なった。明暗両方の調査区で株全体の葉のサイズと株根茎の重量との関係を調べたところ, 明るい調査区では $R < 0.05$, 暗い調査区では $R = 0.2$ と, どちらの調査区でも両者の相関は非常に低かった。特に明るい調査区の相関が低いのは, 明るい調査区の方が攪乱を受けやすく, 葉が破損し易いためと思われる。

無性芽の形成には, 明るい調査区では株全体の葉のサイズが, 暗い調査区では株根茎の重量が, それぞれ影響を与えた。これはコモチシダにおける繁殖への資源配分が, 光環境により異なることを示す。明るい調査区の株は, 毎年十分に光合成が行えるため, 当年葉の光合成産物を根茎に貯蓄せず, そのまま無性芽形成に投資している。一方暗い調査区の株は, 十分な光が得られず光合成効率が低い。一度光合成産物を地下部根茎に貯蔵し, 無性芽形成に十分に資源がたまってから, 無性芽を形成すると考えられる。

(3) コモチシダにおける無性芽形成の意義

コモチシダにおける無性芽による繁殖には, どのような意味があるのだろうか。栄養繁殖は, 有性繁殖により個体群を維持できないような厳しい環境において, 次世代を確実に確保するために, 多年生草本で分化したと考えられている (河野 1990)。林床型の多年生草本では, 光環境が良好でない場合に,

有性繁殖の補助的な役割として, 無性繁殖を行う種 (ヤブレガサ, オオウバユリ) が報告されている (西谷 1990; 塚田 1990)。また同じ林床多年生草本のフタバアオイでは, 有性繁殖はほとんど機能しておらず, 地下茎による栄養繁殖は, 栄養条件が良好な場合に盛んになる (高須 1982)。一方攪乱頻度の高い環境に生育する, 水田雑草などの先駆種的な種では, 地下茎の伸長や鱗茎の形成など, 地下部器官で行う無性繁殖によって個体群を維持しているものが多い (伊藤 1981)。これらの種では, 攪乱頻度が高く貧栄養条件では主に栄養繁殖を, 攪乱頻度が低く富栄養条件では有性繁殖を行う。多様な環境に適応し, 生育可能な範囲が広い種では, 環境により有性繁殖と無性繁殖への資源配分率を変えている。小林 (1977) は, 土壌の栄養条件や攪乱頻度の異なる植林地で, チゴユリの無性繁殖への投資率を調査し, 攪乱頻度が高く栄養条件の良好な伐採跡地では無性繁殖への投資が高く, 安定した環境下の林床では比較的に種子による有性繁殖への投資率が高いことを示した。一方ショウジョウバカマでは, 攪乱頻度の高い道路脇の斜面集団では種子により有性繁殖し, 安定した林床では無性芽によって無性繁殖することが報告されている (河野 1989; 渡辺 1995)。このように, 植物の持つ繁殖特性は環境により大きく影響され, その役割は種により異なっている。

コモチシダは, 林床下のような暗い環境では, 無性芽形成がそれほど頻繁でなかった。コモチシダは有性繁殖を主として, 光環境が良好な場合や, 株の持つ資源量が多い場合に無性繁殖を行っていると考えられる。しかし植物が繁殖様式を決定する要因としては, 光環境や個体の持つ資源のみでなく, 繁殖子の生産コストや生存率なども強く影響する。コモチシダの無性芽は胞子に比べて, 1個あたりの生産コストが多く必要であり, 分散能も低い。しかし, 胞子から発芽した場合に比べて成熟するまでの時間は短く, 生存率が高いと思われる。これらから, コモチシダは, 現存する群落を確実に維持するために無性芽を形成していると考えられる。

謝 辞

本研究を進めるにあたり, 横浜国立大学環境科学研究センターの島野光司博士には有益な助言をいただいた。千葉大学園芸学部緑地生態学研究室の門西恵, 野手啓行, 小針香織, 星早織の諸氏には現地調査で協力をいただいた。また立教大学理学部教授岩槻邦男博士, 千葉県立中央博物館副館長中池敏之博士, 日本シダの会の山下正文氏, 島川寅一氏に様々な情報をお寄せいただいた。以上の方々に感謝申し

上げる。

引用文献

- 伊藤一幸. 1981. オモダカ科雑草の繁殖特性. 種生物学研究 **5**: 47-61.
- Kawano, S. 1975. The productive and reproductive biology of flowering plants, II. The concept of life history strategy in plants. J. College Liberal Arts, Toyama Univ. **8**: 51-86.
- 河野昭一. 1979. 高等植物の生活史と比較生態学. 種生物学研究 **3**: 25-38.
- 河野昭一. 1989. ショウジョウバカマの生活史. Newton Special Issue 植物の世界 第4号, pp. 88-115. 教育社, 東京.
- 河野昭一. 1990. 植物における生活史戦略と進化—総論—. 個体群生態学会報 **46**: 77-80.
- Kawano, S. and Y. Nagai. 1975. The productive and reproductive biology of flowering plants, I. Life history strategies of three *Allium* species in Japan. Bot. Mag. Tokyo. **88**: 281-318.
- 小林繁男. 1979. チゴユリの個体群動態. 種生物学研究 **3**: 1-11.
- 益山樹生. 1987. シダ類の生殖. 142 pp. 豊饒書館, 東京.
- 西谷里美. 1990. ヤブレガサの繁殖戦略. 種生物学研究 **14**: 23-27.
- 大井次三郎・中池敏之. 1978. 日本植物誌シダ編, 590 pp. 至文堂, 東京.
- Sato, T. 1983. Determination of the developmental age of sporophytes of some summer-green ferns in Hokkaido, Japan. Jap. J. Ecol. **33**: 161-167.
- Sato, T. 1986. Life history characteristics of *Polystichum tripterum* with special reference to its leaf venation. Bot. Mag. Tokyo. **99**: 361-377.
- 佐藤利幸. 1987. ジュウモンジシダの葉形質に見られる地理的クラインと安定性. 一葉体発生に伴う脈理と葉形. 植物分類地理 **38**: 359-379.
- 志村義雄. 1972. 日本シダ植物生態写真集成, 434 pp. 採集と飼育の会, 東京.
- 田川基二. 1936. 日本のコモチシダ属. 植物分類地理 **5**: 167-178.
- 高須英樹. 1982. フタバアオイの生活環と繁殖様式. 種生物学研究 **6**: 12-25.
- 塚田晴朗. 1990. オオウバユリの繁殖戦略. 種生物学研究 **14**: 28-29.
- 渡辺 肇. 1995. 生活史特性の異なる二つのショウジョウバカマ集団の比較. 日本生態学会誌 **45**: 1-7.

(Received December 15, 1997; accepted April 11, 1998)